

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

\_\_\_\_\_ М. И. Гладышев

подпись

« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2017 г.

06.03.01 – Биология

Код и наименование специальности

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

Пространственное распределение мезофауны почв в подтаежных биоценозах  
окрестностей г. Красноярска

Руководитель	_____	_____	_____
	подпись, дата	доцент, к.б.н.	Дмитриенко В. К.
Выпускник	ББ13-03Б	041314281	Калашникова Д. С.
	номер группы	номер зачетной книжки	фамилия, инициалы

Красноярск 2017

## Содержание

Введение.....	3
1.Обзор литературы .....	5
1.1 Характеристика почвы как среды обитания почвенных беспозвоночных животных .....	5
1.2 Характеристика комплексов почвенных беспозвоночных .....	11
1.3 Роль педобионтов в почвенных процессах .....	15
2. Район исследования. Материалы и методы исследования.....	21
3. Результаты исследования и их обсуждение.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
Список использованных источников. ....	28
ПРИЛОЖЕНИЕ А-3.....	32

## **Введение**

Животное население является важным компонентом почвенных сообществ. Это ресурс, определяющий направление почвообразовательного процесса, физические и химические свойства почв, темпы круговорота веществ, уровень почвенного плодородия (Гиляров, 1965).

Деятельность педобионтов ускоряет гумификацию и минерализацию растительных остатков, изменяет реакцию почвы, повышает ее пористость, водо- и воздухопроницаемость. Почвенные животные углубляют гумусовый горизонт, перемешивают слои почв, создают водопрочную структура почвы. Благодаря высокому экологическому и видовому разнообразию, тесной связи с почвой, низкой миграционной активности, высокой чувствительности и достаточно быстрой реакции на изменение параметров среды, почвенные беспозвоночные являются информативным индикатором, характеризующим изменения окружающей среды (Чеснова, Стриганова, 1999).

Приуроченность почвенных беспозвоночных к конкретному биотопу делает их такими же важными индикаторами биотопических условий обследуемого участка, как и растительный покров. Диагностическая ценность животного компонента почвы в том, что он представляет собой самый чувствительный к внешним раздражителям почвенный механизм, обладающий быстрой и яркой показательностью ответных реакций (Мордкович, 1978).

Одной из наиболее многочисленных, разнообразных по числу видов, групп почвенных беспозвоночных является мезофауна. Она включает представителей нескольких типов, характеризуется многообразием жизненных форм и трофических групп. Мезобионты повсеместно распространены, не дублируются никакими другими группами организмов при деструкции растительных остатков в процессе гумификации (Стриганова, 1980), имеют биоиндикационную ценность (Гиляров, 1965). Родоначальник почвенной зоологии М.С.Гиляров (Гиляров, 1965), на ряде примеров показал, что почвенные беспозвоночные могут служить надежными индикаторами при

определении типа почв. Особенно это важно в спорных случаях, когда точное определение типа почв затруднено. В частности, исследуя комплекс почвенных сапрофагов, он наглядно продемонстрировал различия между буроземами и серыми лесными почвами (Гиляров, Перель, 1970).

География почвенно-зоологических исследований в России охватывает большинство природных регионов. Фауну и почвенных беспозвоночных животных изучают в почвах разных зональных ландшафтов под естественной растительностью и в антропогенно измененных местообитаниях. Исследования педофауны в Красноярском крае носят локальный характер (Дмитриенко и др. 1974; Дмитриенко, 1983; Шугалей и др., 1984; Безкороваяная, 1994; 2005; 2009; Горлова, 2000, Краснощекова, 2009 и др.),

Цель работы: выявить особенности структурно-функциональной организации комплексов почвенных беспозвоночных в неоднородных экологических условиях.

Реализация поставленной цели складывалась из следующих задач:

1. Выявить сообщества почвенных беспозвоночных лиственных и хвойных древостоев.
2. Выделить доминирующие группы мезобиоты
3. Изучить сезонную изменчивость сообществ почвенных животных.
4. Определить влияние факторов среды на сообщества мезобионтов березняков и соснового древостоя
5. Охарактеризовать трофическую структуру педокомплексов
6. Оценить влияние сапрофагов на запасы и мощность подстилки.

Актуальность темы исследования обусловлена необходимостью изучения особенностей пространственного распределения почвенного мезонаселения в различных природных экосистемах. Анализ экологических факторов, определяющих изменение структуры почвенной биоты, позволяет понять особенности формирования сообществ беспозвоночных в разных типах древостоев. Данные о структурно-функциональной организации мезоэдафона могут быть использованы для мониторинга экологического состояния лесных экосистем и диагностики процессов, вызванных воздействием экзогенных факторов разного типа.

## **1.Обзор литературы**

### **1.1 Характеристика почвы как среды обитания почвенных беспозвоночных животных**

Почва представляет очень сложную, многокомпонентную среду. Это трехфазная и полидисперсная система, в которой промежутки между твердыми частицами и их агрегатами заполнены воздухом и водой с растворенными в ней солями.

Почва представлена несколькими горизонтами с разными свойствами, состав и толщина которых в разных природных зонах различна. Это связано с многообразием сочетания факторов почвообразования: горных пород, возраста поверхности, растительного и животного населения, рельефа. Все эти факторы определяют характерные особенности почвы, которая представляет собой сложную систему, включающую твердую фазу (минеральные частицы), жидкую фазу (почвенная влага) и газообразную фазу (Маврищев и др., 2009).

Твердая часть – это минеральные частицы. Они составляют около 60 % почвенной массы и состоят из песка, глины, илистых частиц, оставшихся от материнской породы в результате почвообразовательного процесса. Соотношение этих частиц характеризует механический состав почвы. От механического состава во многом зависят свойства почвы: структура и сложение, пористость – способность аэрации, способность удерживать влагу и питательные вещества.

Жидкая часть почвы, или почвенный раствор, – вода с растворенными в ней органическими и минеральными соединениями (воды в почве содержится около 25-35%) – участвует в снабжении растений водой и растворенными элементами питания.

Газообразная часть, почвенный воздух (15-25%), заполняет поры, незанятые водой. Почвенный воздух содержит больше углекислого газа и меньше кислорода, чем атмосферный воздух, а также метан, летучие органические соединения и др.

Соотношение этих трех фаз и определяет особенности почвы как среды жизни для живых организмов.

Важной особенностью почвы является также наличие определенного количества органического вещества (до 10%). Оно образуется в результате отмирания организмов и входит в состав их экскрементов (выделений). В результате образуется аморфная масса – гумус (перегной) – темно- коричневого или черного цвета. Химический состав гумуса – фенольные соединения, карбоновые кислоты, эфиры жирных кислот. В почве частицы гумуса прилипают к глине, образуя единый комплекс. Гумус улучшает свойства почвы, повышая ее способность удерживать влагу и растворенные минеральные вещества. Больше всего гумуса в черноземах – 9-12%, иногда до 30%. В болотистых почвах образование гумуса идет очень медленно. Органические остатки спрессовываются здесь в торф.

Условия почвенной среды обитания определяют такие свойства почвы как ее аэрация (насыщенность воздухом), влажность (присутствие влаги), теплоемкость и термический режим (суточный, сезонный, многолетний ход температур). Температурный режим, по сравнению с наземно-воздушной средой, подвергается меньшим изменениям, особенно на большой глубине. В целом, почва отличается довольно устойчивыми условиями жизни.

Особый комплекс условий по температуре, влажности, кислотности, окислительно-восстановительной обстановке, содержанию биофильных элементов не может быть воспроизведен ни в одной другой биокосной системе. Поэтому представители многих биологических видов могут обитать только в почве, которая служит средой обитания и физической опорой огромному числу организмов. Почва является необходимым и незаменимым субстратом, в котором растения укрепляются своими корнями, и из которого черпают влагу и элементы минерального питания (Маврищев и др., 2009).

Почва — это рыхлый поверхностный слой наземных биогеоценозов, преобразованный в процессе выветривания и населенный живыми организмами, где происходит разложение, минерализация и гумификация

органического вещества (Маврищев и др., 2009). В ней встречаются все стадии разложения животных и растительных остатков: опавшие листья и начинающие гнить листья и корни растений, микроорганизмов. Все это резко расширяет спектр пищевых ресурсов видов и создает возможность одновременного сосуществования в почве животных с различными пищевыми предпочтениями. Широта условий жизни в почве делает ее средой, переходной между водной и наземной. Животные заселили подстилку и минеральные горизонты почвы благодаря специальным адаптациям к различным ее фазам. Расхождение в образе жизни животных, относимых к разным размерным группам, привело к формированию разнообразных экологических групп — от физиологически водных до строго наземных. Неоднородность источников пищи также обусловило высокий уровень численности, многообразие видов и экологических групп. Значение почвы в эволюции животного мира заключается в том, что почва рассматривается как среда, через которую животные могли перейти от водного образа жизни к наземному (Гиляров, 1949).

Лесная подстилка – особый биогеоценотический горизонт, являющийся важным связующим звеном системы «растение – почва», представляет собой детрит наземных экосистем, выполняющий системообразующую и биогеохимическую функции (Чжан и др., 2011). Лесную подстилку можно разделить на три горизонта (подгоризонта): верхний (AOL, A01) в основном представлен опадом текущего года; средний (AOF, A02), в нем протекают активные ферментативные процессы, происходит мобилизация связанного азота; нижний (AON, A03), в нем содержатся разложившиеся и гумифицированные растительные остатки, в нем формируется гумус (Шибарева, Самбуу, 2004). Верхний слой лесной подстилки (подгоризонт L) ежегодно подновляется за счет опадающих фракций фитомассы, нижний – последовательно трансформируется в подгоризонты ферментации (F) и гумификации (H) (Решетникова, 2011), где остаточные продукты минерализуются до CO<sub>2</sub>, NH<sub>3</sub>, H<sub>2</sub>O и др. Подгоризонты дифференцированы слабо, иногда видны два из них – A01 и A03.

Лесная подстилка характеризуется определенной структурой и составом. При изучении подстилок информативными показателями являются запас, мощность и плотность сложения. Формирование подстилки главным образом зависит от флористического состава живого напочвенного покрова (Волков, 2015). Отмирание растительных органов (опад, отпад) и их интенсивная деструкция обуславливают формирование периодически обновляющегося органического вещества, обладающего относительно постоянной величиной. Лесная подстилка формируется за счет опада. Компонентный состав и мощность подстилки существенно изменяется в пределах каждого типа леса, что связано с неравномерностью размещения деревьев и мозаичностью растительного опада. Примесь листьев и отмирающей растительности существенно изменяет физические свойства лесной подстилки, делает ее более рыхлой. Запасы подстилки зависят от количества опада и скорости разложения подстилки. Естественно, чем быстрее разлагается подстилка, тем ее запасы меньше. В лесном опаде содержится большое количество азота и зольных элементов, которое также варьирует в зависимости от многих факторов. Лиственные насаждения элементов питания в опаде содержат больше, чем хвойные. Примесь лиственных пород к хвойным ведет к увеличению элементов питания в опаде. Кроме структурных особенностей, различные подстилки имеют неодинаковые скорости разложения, мощность, запасы, сложение, количества азота и зольных элементов, количество и качество гумуса, биологическую активность, влагоемкость и влажность, тепловой режим. Чем благоприятнее экологические условия среды и состояние подстилок, тем активнее идут в них процессы разложения органического вещества. Например, недостаток тепла или влаги ведет к замедлению разложения подстилок, избыток влаги также задерживает их разложение.

В практике современного лесоведения принята следующая классификация лесных подстилок, которая была предложена еще в 70-х годах XIX в. датским ученым Мюллером. Выделяется три группы подстилок по формам гумуса: мор (роогумус), модер и муль (Луганский, 2010). Подстилка



мор характеризуется грубым гумусом мощностью более 5 см, слабым разложением. Она в виде войлока, легко отделяемого от минерального слоя почвы. Биологическая активность подстилки низкая, червей, как правило, в ней нет, аэрация слабая, преобладает процесс аммонификации. Реакция среды у подстилки кислая (pH 3,5-4,5), преобладают фульвокислоты. Подстилка мулль имеет небольшую мощность (1-2 см), хорошо и быстро разлагается, рыхлая, с хорошей аэрацией. Биологическая активность подстилки высокая, она насыщена живыми организмами, в азотном обмене преобладают процессы нитрификации, в гумусе доминируют гуминовые кислоты. Реакция среды слабокислая или нейтральная (pH 5,5-7). Подстилка модер – средняя подстилка, занимает промежуточное положение по всем показателям между подстилками мор и мулль. Фульвокислоты и гуминовые кислоты в ней представлены приблизительно поровну, реакция среды pH 4-5. Тип азотного обмена аммонийно-нитратный. Подстилка мулль характерна для более южных широт, а подстилка мор – для широт с недостатком тепла, в насаждениях на низкотрофных подзолистых почвах. Обычно такую подстилку формируют чистые насаждения со слаборазвитым живым напочвенным покровом или без него. Из хвойных пород в чистых насаждениях ель всегда формирует подстилку мор, чистые сосняки, пихтарники, кедровники также могут сформировать такую же подстилку. Однако даже небольшая примесь других пород в хвойных древостоях ведет к формированию подстилки модер или даже мулль. В таежных условиях такую примесь повсеместно создает береза. Опад из листьев березы и хвои образует рыхлую подстилку. Даже смешение между собой хвойных пород ведет к формированию рыхлых подстилок. Это происходит из-за того, что хвоя различна по размерам, конфигурации и при опадении не укладывается плотным слоем. Лиственные породы в основном формируют рыхлые, мягкие подстилки. Это происходит потому, что насаждения чаще сложные, с мощным живым напочвенным покровом, да и лесной опад структурно более разнообразный, не создающий плотных подстилок. Породы, способствующие ускорению разложения лесной подстилки, – береза, липа,

лиственница, рябина, иногда дуб, лещина, ольха. Замедлен процесс разложения в подстилках еловых, пихтовых, осиновых насаждений, и в присутствии сфагнома, кукушкина льна.

На состав, структуру и скорость разложения лесных подстилок влияет возраст древостоев. В хвойных молодняках в силу преобладания в опаде хвои, тонкой корки и др. мелких фракций формируются грубые подстилки, в старшевозрастных древостоях, где в опаде принимают большое участие ветви, шишки, – более мягкие подстилки (Луганский и др., 2010).

Сроки поступления опада в хвойных и лиственных древостоях разнятся. Максимальное поступление опада в березняке идет в сентябре, а в сосняке в зимний период. Увеличение доли подгоризонта гумификации в течение года идет одинаково интенсивно как в березняке, так и в сосняке, это связано с вовлечением в гумусообразование сильно ферментированных остатков подстилки этих насаждений (Стойко, 2016).

Подстилка непосредственно или косвенно, через воздействие на почву, оказывает влияние на живой покров, на возобновление леса, на производительность древостоев, то есть на всю жизнь леса, от его возникновения и до рубки (Чжан и др., 2011). Подстилка выступает связующим звеном между почвой и растительностью, является важнейшим элементом круговорота веществ в лесной экосистеме. В мелколиственных насаждениях (березняке) активно идет разложение лесной подстилки и интенсивно происходит биологический круговорот веществ. В результате этого возрастает производительность леса, в дальнейшем происходит сукцессионная смена пород, развиваются сосновые древостои (Тарасов и др., 2015).

Лесная подстилка играет существенную роль в размещении почвенных животных. С ней тесно связана такая группа почвенной фауны, как группа сапрофагов, доминирующая как по численности, так и по биомассе. Только там, где почва не имеет выраженной подстилки и бедна перегноем, сапрофаги уступают по разнообразию и биомассе почвенным животным с другим характером питания (Гиляров, 1965).

## 1.2 Характеристика комплексов почвенных беспозвоночных

В условиях умеренного климата на долю почвенных животных приходится основная часть зоомассы. В структуре почвенного живого вещества преобладают беспозвоночные, которые по биомассе могут превышать позвоночных животных в 1000 раз. В свою очередь, в биомассе беспозвоночных доминируют дождевые черви (Луганский и др., 2010).

По степени связи с почвой педобионтов подразделяют на три группы (Гиляров, 1965):

- геобионты – животные, у которых весь жизненный цикл протекает в почве (дождевые черви, многие насекомые, микроорганизмы), из млекопитающих кроты, слепыши,
- геофилы – организмы, у которых в почве протекает одна из стадий развития (большинство летающих насекомых - саранчовые, жуки, комары-долгоножки, медведки, многие бабочки; одни в почве проходят фазу личинки, другие – фазу куколки),
- геоксены – случайные обитатели почвы или использующие почву как временное убежище (все млекопитающие, живущие в норах, многие насекомые, некоторые виды жуков).

По типу активности выделяются две группы:

1. Активные почвенные животные – питающиеся в почве и ускоряющие в ней круговорот веществ.
2. Неактивные почвенные животные – проводящие в почве период покоя или неподвижную стадию.

В почвенной зоологии принята размерная классификация животных, отдельные группы в которой различаются способом использования среды. Выделяют следующие группы: нанофауна (до 0,2 мм), микрофауна (0,1-2 мм), мезофауну (от нескольких мм до нескольких см) и мегафауну (крупные формы) (Криволуцкий, 1994). Мезофауна – крупные беспозвоночные, хорошо различимые невооруженным глазом, легко учитываемые в полевых условиях при ручной разборке проб почв: кольчатые и круглые черви, многоножки,

пауки, мокрицы, брюхоногие моллюски, насекомые на разных стадиях развития (Malmström et al, 2009).

Существуют и иные классификации (Луганский и др, 2010):

- мегафауна – птицы, барсук, лиса, змеи, скорпионы, крупные насекомые;
- макрофауна – насекомые, земляные черви, моллюски (улитки, слизни), многоножки
- мезофауна – мельчайшие насекомые, мелкие черви, дождевые черви;
- микрофауна – простейшие (амебы, инфузории), нематоды, клещи, примитивные бескрылые насекомые;

При выделении трофических групп почвенных беспозвоночных исходят из принципа оптимальности для решения вопроса зоологической диагностики почв. Характеристики животного населения, которые используются в диагностических целях, должны удовлетворять некоторым условиям. Во-первых, применение этих характеристик должно быть теоретически обосновано. Во-вторых, эти характеристики должны быть достаточно просты и доступны в практике не только научного исследования, но и хозяйственной деятельности. Точность диагностики требует определенного уровня детализации признаков животного населения (Жуков, 2000).

Комплекс почвенных беспозвоночных включает разные функционально-ценотические группы, различающиеся как по типу питания, так и по форме деятельности. По типу питания выделяются следующие группы (Чернов, 1975; Гиляров, 1965):

- фитофаги — животные, питающиеся живыми растительными тканями;
- зоофаги — животные, питающиеся другими животными. К ним относятся хищники и паразиты;

- сапрофаги — животные, питающиеся разлагающимися остатками организмов.

Комплекс почвообитающих сапрофагов неоднороден по характеру питания входящих в его состав животных. В нем выделяются трофические группировки: фитосапрофаги, микробофаги (микрофитофаги), детритофаги, миксофаги – формы со смешанным питанием (Стриганова, 1980; Жуков, 2003).

Фитосапрофаги утилизируют отмершие ткани сосудистых растений. Эти животные способны использовать клетчатку, сапробиотических нематод, гемицеллюлозы, пектины. Наиболее активными разрушителями листового опада являются диплоподы, мокрицы, наземные моллюски, некоторые виды дождевых червей и коллембол, личинки типулид и бибионид. В переваривании грубой растительной пищи у этих форм активную роль играют кишечные симбионты — бактерии, грибы и простейшие — хотя они имеют собственный фермент целлюлазу.

Микробофаги (микрофитофаги) — это потребители бактериальных пленок, микромицетов, почвенных водорослей. К ним относятся многие виды панцирных и тироглифодных клещей, энхитреид, нематод, коллембол, простейших. Животные отличаются наличием специальных энзимов, расщепляющих оболочки и включения грибных клеток. В этой группе имеются потребители почвенных водорослей — альгофаги, как разновидность фитофагов. Но в основном потребление водорослей комбинируется с бактерио- и микофагией. Совместная встречаемость беспозвоночных и водорослевых группировок имеет большое значение в формировании пионерных сообществ в развивающихся почвах (Стебаев, Родин, 1993). При выветривании горных пород на рыхлых продуктах их разрушения в первую очередь поселяются водоросли, лишайники и беспозвоночные — альгофаги (микроартроподы). Экскременты животных составляют основу органической фракции первичных почв. Водоросли благодаря водоудерживающей способности создают среду, благоприятную для поселения микроорганизмов (Голлербах, Штина, 1969).

Детритофаги потребляют растительные и животные остатки, утратившие исходную структуру и перемешанные с почвой. Эта группа включает дождевых червей, энхитреид, орибатид, личинок некоторых видов жуков. Детрит — это измельченные, сильно разложившиеся и гумифицированные остатки животных и растений с населяющими их живыми микроорганизмами, часто перемешанные с частицами почвы. Он представляет последнюю стадию трансформации органического материала. Пищевая цепь, начинающаяся с детрита, называется «детритная пищевая цепь».

Важнейшая особенность экологии почвенных беспозвоночных состоит в том, что их пищевые отношения гораздо менее стабильны и менее облигатны, чем у обитателей верхних надземных ярусов биогеоценозов. Многие виды и группы почвенных животных характеризуются весьма сложными и непостоянными пищевыми отношениями. При классификации почвенных животных по типу питания чаще приходится иметь дело со смешанными и промежуточными вариантами, чем со строго определенными пищевыми связями (Стриганова, Чернов, 1980). Мобильность трофических связей и потенциальная взаимосвязь компонентов могут рассматриваться как важнейший механизм работы многовидового функционального комплекса (Стриганова, 1980).

В биогеоценозах процессы деструкции сосредоточены в почве, где основной поток энергии направлен по детритной пищевой цепи. В почве подавляющее большинство животных организмов представлено сапрофитными формами. Преобладание сапрофагов напрямую зависит от сформированности подстилочного слоя, в почве с не выраженной подстилкой сапрофаги уступают по биомассе и числу (Егунова, Безкоровайная, 2015; Reich et al., 2005). Выявление тонких механизмов разложения растительных остатков, включающих процессы распада и минерализации, а также вторичного ресинтеза органических соединений, связано прежде всего с исследованием взаимоотношений между отдельными группами сапрофитных организмов. Распад и ресинтез органического вещества в почве протекает в несколько

этапов при воздействии ферментных систем целого ряда организмов, сменяющих друг друга на разных стадиях деструкции.

Эффективность функционирования сапрофильного комплекса почвообитающих организмов определяет в конечном счете уровень почвенного плодородия и первичной продуктивности наземных экосистем.

У почвенных сапрофагов периоды активности приурочены к сезонам с наиболее благоприятным сочетанием тепла и влаги в почве (весна, осень). Зимой при промерзании верхних горизонтов почвы и подстилки и летом при их иссушении многие формы прекращают активную жизнедеятельность и переживают неблагоприятные периоды в глубоких минеральных слоях почвы, гнилой древесине или других укрытиях (Гиляров, Стриганова 1985).

### **1.3 Роль педобионтов в почвенных процессах**

Многообразие размерных и эколого-трофических групп почвенных животных обуславливает разнообразие функций, которые они выполняют в почве и в экосистеме в целом. Вклад беспозвоночных в трансформацию органического вещества включает, как прямое участие беспозвоночных (усвоение, минерализация органики), так и косвенное (измельчение, перенос органических остатков в более глубокие почвенные горизонты, стимуляция и, напротив, подавление деятельности почвенной микрофлоры) (Козловская, 1976; Стриганова, 1980; Покаржевский, 1985 и др.). Наибольшее участие в биогенном круговороте в экосистемах суши принимают крупные сапрофаги (Стриганова, 1980; Криволуцкий и др., 1985; Покаржевский, 1985).

Педобионты разлагают подстилку, рыхлят почву, улучшая ее структуру, аэрацию, инфильтрацию, перемешивают органическое вещество с минеральной частью почв, заносят органическое вещество в более глубокие слои, отмирая, обогащают почву своей массой.

Для лесных экосистем южной тайги характерен высокий уровень активности всего комплекса организмов-деструкторов, что обеспечивает большую скорость биологического круговорота по сравнению с экосистемами

севера (Безкоровайная, 2009). Степень участия отдельных представителей почвенной биоты в деструкционных процессах, а также механизмы ее функционирования в неоднородных биоценозах различны. Наиболее активными потребителями фитодетрита в этих условиях являются дождевые черви, на них приходится 79-96% от всего деструкционного потока.

Участие дождевых червей в процессах почвообразования и формировании физических и химических свойств почв – одна из обсуждаемых тем в почвенной зоологии (Гришина, 1986; Безкоровайная, 1995; Безкоровайная и др., 2001; Карпачевский, 1995, 2009).

Тем не менее сведений об особенностях трансформации веществ в образуемых ими органоминеральных агрегатах (копролитах) сравнительно мало, хотя по своей суммарной массе они достаточно велики и должны учитываться при изучении почв (Карпачевский, 1995). Дождевые черви через кишечник пропускают от 50 до 600 т/га в год мелкозема и перерабатывают органическое вещество. От них на 1 га образуется до 25 т экскрементов, которые непосредственно обогащают почву питательными элементами.

Дождевые черви способствуют минерализации и гумификации растительных остатков, стимулируют деятельность микрофлоры. У них большая потребность в азоте. Предполагается, что ограниченность запасов азота в минеральных горизонтах почвы стала причиной перехода червей к питанию мало разрушенными растительными остатками. Благодаря прохождению пищи через кишечник червей и усилению развития микрофлоры в их экскрементах почва обогащается фульво- и гуминовыми кислотами. Они повышают подвижность азота, калия, фосфора, магния, кальция. При высокой численности содействуют нейтрализации кислых почв: их известковые железы выделяют кальций в кишечный тракт, где воздействуют на пищу. Дождевые черви обогащают почву витаминами группы В, РР, белками: они содержатся в организме животных и после гибели их выделяются в окружающую среду.

Дождевые черви перемещают почву на большую глубину, чем вспашка. Ходы дождевых червей уходят вглубь до 2 и более метров, занося в



материнскую породу растительные остатки и тем самым способствуя углублению обогащенного гумусом аккумулятивного плодородного слоя почвы. Вертикальные ходы, прокладываемые в почве всеми видами обитающих в ней дождевых червей, способствуют повышению некапиллярной скважности, от которой зависят водопроницаемость, дренированность и аэрация почвы.

Почвенные беспозвоночные выполняют 70-80% всей работы по трансформации и утилизации мертвого вещества почвы. Установлено, что на почве с дождевыми червями сосна на 15-20% растет быстрее, чем на аналогичных почвах без них (Луганский и др., 2010).

Животные принимают участие в образовании гомогенного гумифицированного слоя на поверхности почвы, а так же играют большую роль в распределении органического вещества по почвенному профилю.

Механическое разрушение растительного материала в почве осуществляется в почве только животными и не дублируется никакими другими группами организмов, населяющих почву. Поэтому темпы механического разрушения растительных остатков прежде всего зависят от уровня численности и трофической структуры комплексов животного населения (Araújo et al., 2015).

При высокой численности беспозвоночных-сапрофагов, непосредственно участвующих в разложении растительных остатков, происходит формирование тонкозернистого гумуса типа мулль или модер. В присутствии дождевых червей большая часть гумифицированного материала находится в виде стабильных минеральных-гумусовых комплексов, отличающихся высокой водопрочностью и представляющих основу почвенной структуры. В отсутствие животных в результате деятельности только микроорганизмов образуется кислый или грубый гумус – мор, с большим количеством неразложившихся растительных частиц, сохраняющих клеточную структуру, и с высоким содержанием кислых продуктов распада, которые препятствуют поселению животных. Почвы с кислым гумусом отличаются низким содержанием элементов питания растений и низкой продуктивности (Гиляров, 1988).

Почвенные беспозвоночные проявляют избирательность по отношению к стадии механического разложения растительных остатков. В соответствии с этим их делят на первичных и вторичных их разрушителей. К первичным разрушителям В.Дунгер (Стриганова,1980) отнес крупных почвенных и подстилочных беспозвоночных, питающихся отмершими органами растений, полностью сохранившими тканевую структуру (личинки двукрылых, диплоподы, подстилочные дождевые черви). Животные начинают питаться растительным опадом лишь через некоторое время после попадания его на почву. Пропуская через кишечник большую массу растительных остатков, они размельчают и, тем самым, многократно увеличивают суммарную поверхность растительного материала, делая его более доступным для микроорганизмов и педобионтов – вторичных разрушителей, к которым относятся копрофаги (энхитреиды) и детритофаги (дождевые черви, личинки жуков и двукрылых). В зависимости от численного соотношения в почве особей двух названных групп мезофауны маятниковый процесс гумификация – минерализация может сдвигаться в ту или иную сторону. Наиболее полное разложение растительных остатков в почве происходит при наличии в почве первичных и вторичных разрушителей. В этом случае в почве освобождается достаточное количество подвижных питательных веществ, одновременно часть органического вещества откладывается в виде запасов мягкого гумуса.

Почвенные животные чрезвычайно чувствительны к колебаниям природных факторов и различным внешним воздействиям на почву и растительность, к загрязнению среды. На изменения внешней среды они реагируют, прежде всего, изменениями характера локализации в пределах местообитания, концентрируясь в наиболее благоприятных участках. Для определения основных тенденций почвенной динамики с помощью животных первостепенное значение имеют такие показатели, как количественное соотношение отдельных групп, изменение структуры доминирования, трофической структуры, распределения по почвенному профилю (Стриганова, 1994). У энхитреид развитие в коконах проходит в течение одной-двух недель,

благодаря этому они способны в короткий период благоприятных гидротермических условий значительно увеличить плотность своей популяции. Дождевые черви также чувствительные к влаге, но имеют длительный период развития, редко встречаются в почвах с высокой температурами и крайне низкой влажностью (Сергеева, 2010).

Педобионты представляют собой чуткие показатели того общего режима температуры и влажности, который складывается в почве. Тесная зависимость комплексов почвенных беспозвоночных от термического и водного режимов четко проявляется при изучении зональных закономерностей изменения структуры почвенного населения (Нагуманова, 2006). Сезонные колебания гидротермических параметров почвы, по мнению исследователя, определяют динамику соотношения трофических групп в течение вегетационного сезона. Активность фитофагов нарастает по мере возрастания температуры и развития растительности (пик приходится на июль). Поступление свежего опада и снижение температуры в августе обуславливает нарастание численности беспозвоночных, в первую очередь сапрофагов, в подстилке

Благодаря высокому экологическому и видовому разнообразию, тесной связи с почвой и гидротермикой, почвенные животные являются весьма информативными индикаторами изменений окружающей среды. Структура педобионтов отражает особенности почвообразовательного процесса и в значительной степени определяет уровень первичной продуктивности (Ищанова, 2013).

Приспособление многих почвообитающих и связанных с почвой животных к определенному режиму этой среды может быть использовано для выявления отдельных свойств почвы. В ряде случаев отдельные виды почвенных животных могут быть использованы как индикаторы определенных физических, химических или биологических особенностей почвы (Гиляров, 1965).

Многолетние и разнообразные исследования показали, что численность, биомасса беспозвоночных животных, их вертикальное размещение в почвах,

соотношение фаунистических комплексов и жизненных форм могут характеризовать любой тип почвы и позволяют судить о глубине сдвигов, которые происходят в составе животного населения под влиянием хозяйственной деятельности человека (Кривошукский, 1994). Одной из наиболее перспективных групп, используемых в качестве биоиндикаторов состояния почвенной биоты, являются стафилиниды. Практически любые антропогенные изменения ландшафтов отрицательно сказываются на структуре их населения. В естественных биоценозах показатели видового разнообразия, численности, биомассы и активности стафилинид как правило выше, чем в искусственных. Увеличение степени воздействия человека повышает обилие эврибионтных видов, а также разнообразие их жизненных форм (Богач, 1988).

## 2. Район исследования. Материалы и методы исследования.

Объектом исследований явились крупные почвообитающие беспозвоночные животные (мезофауна). Сбор материала осуществлялся в мае (18.05-20.05), июне (15.06-17.06) и сентябре (12.09-19.09) в окрестностях Сибирского федерального университета на серии площадок, заложенных в следующих друг за другом биотопах (сосняк, смешанный древостой, березняк крупнотравный, березняк мелкотравный), расположенных на серых лесных почвах.

**Сосняк мертвопокровный\*** (состав древостоя 10С, сомкнутость 0,5). В травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие 4,5% – весенний период, 15% – летний, 9,8% – осенний) преобладают подорожник большой (*Plantago media*), подорожник степной (*Plantago urvillei*), клевер луговой (*Trifolium protense*), клевер ползучий (*Trofolium repens*).

**Смешанный лес мелкотравный** (состав древостоя 5С5Б, сомкнутость 0,6). В травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие 20,8% – весенний период, 27,5% – летний, 15% - осенний) преобладают клевер ползучий (*Trifolium repens*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), медуница мягчайшая (*Pulmonaria mollis*), лапчатка многонадрезная (*Potentilla miltifiola*).

**Березняк крупнотравный** (состав древостоя 10Б+С, сомкнутость 0,4). В травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие 18,3% – весенний период, 41,7% – летний, 15% - осенний) преобладают лютик едкий (*Ranunculus acer*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinális*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), василисник малый (*Thalctrum mnus*), горошек однодольный (*Vicia unijuga*), ландыш Кейске (*Convallaria keiskei*).

**Березняк мелкотравный** (состав древостоя 10Б, сомкнутость 0,1). В травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие 39,2% – весенний период, 31,7% – летний, 18,3% - осенний) преобладают горошек приятный (*Vicia amoena*), репешок волосистый (*Agrimonia pilosa*), костяника каменистая (*Rubus saxatilis*).

\*Описание биотопов сделаны мною по общепринятой методике изучения типов леса.

На каждом участке заложено по 6 пробных площадок размером 25\*25 см. общее количество площадок 72. На каждой площадке линейкой измерена мощность подстилки, подстилка и почва глубиной до 7 см была собрана в пакеты. На каждой площадке измерена температура почвы, взяты образцы почвы для определения гигроскопической влаги (в шестикратной повторности в каждом биотопе).

В лаборатории из подстилки извлечены беспозвоночные животные и зафиксированы в 70% спирте, позже они были определены до семейств, а подстилка отсортирована на фракции (листья, трава, хвоя, древесные остатки) с помощью колонки почвенных сит. Фракции доведены до воздушно-сухого веса и взвешены.

При идентификации животных использовались определители: Мамаев Б.М. – Определитель насекомых по личинкам. Пособие для учителей. М. «Просвещение», 1972; Мамаев Б.М. и др. – Определитель насекомых европейской части СССР. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей пед. ин-тов. М. «Просвещение», 1976; Дмитриенко В.К. и др. – Зоология беспозвоночных: Учебное пособие к летней практике. Краснояр. гос. ун-т. – Красноярск, 2002.

Для характеристики структуры населения мезофауны обследованных биотопов был использован ряд коэффициентов.

*Попарный коэффициент фаунистического сходства Жаккара* — рассчитывается по формуле:

$$K_f = \frac{C}{(A+B-C)},$$

где С — число видов, общее для двух сравниваемых группировок;

А — число видов в первой группировке;

В — то же, во второй.

Получаемые с ее помощью коэффициенты показывают степень общности видового состава населения и лежат в основе целого ряда других индексов.

Один из таких показателей — **коэффициент общности удельного обилия**, представляет собой сумму минимальных значений удельных обилий каждого из видов (Наумов, 1964)

$$K_n = \frac{\sum C_{min} \times 100}{a+b-\sum C_{min}},$$

где  $c$  — меньший (из двух) показатель обилия каждого вида;  
 $a$  — суммарное обилие всех видов в одной группировке;  
 $b$  — то же, в другой.

Анализ получаемых индексов показывает, что формула чувствительна и тонко отражает степень количественного сходства (Чернов, 1975).

**Коэффициент биоценологического сходства Б.А. Вайнштейна:**

$$K = \frac{K_n \times K_f}{100},$$

где  $K_n$  — коэффициент общности удельного обилия;  
 $K_f$  — коэффициент фаунистического сходства, рассчитываемый по формуле Жаккара.

Один из главных компонентов биоразнообразия – видовое богатство или плотность видов – это просто общее число видов, которое в сравнительных целях иногда выражается как отношение числа видов к площади или числа видов к числу особей. Так, например, Р.Маргалеф, исходя из того, что число видов пропорционально логарифму изученной площади, и считая, что общее число особей пропорционально площади, предложил в качестве меры биоразнообразия **индекс видового богатства Маргалефа**:

$$d = \frac{(S-1)}{\ln N},$$

где  $s$  – число таксономических групп;  
 $N$  – число особей.

**Коэффициент корреляции** (Лакин, 1980)

$$k = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{(\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2)(\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2)}}$$

где  $x_i, y_i$  – переменные;

$\bar{x}, \bar{y}$  – выборочные средние

Для сравнения средних величин ***t-критерий Стьюдента*** рассчитывается по следующей формуле:

$$t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}},$$

где  $M_1$  - средняя арифметическая первой сравниваемой совокупности (группы);

$M_2$  - средняя арифметическая второй сравниваемой совокупности (группы);

$m_1$  - средняя ошибка первой средней арифметической;

$m_2$  - средняя ошибка второй средней арифметической.

**Влажность почвы** определяют по формуле:

$$\beta_E = \frac{B1 - B2}{B2 - B} \cdot 100\%, \text{ м. с. п.,}$$

где  $\beta_v$  - искомая влажность, % от массы сухой почвы;

$B$  - масса пустого алюминиевого стаканчика (бюкса), г;

$B1$  - масса стаканчика с влажной почвой до сушки, г;

$B2$  - масса стаканчика с сухой почвой после сушки, г.

Математическая обработка данных и построение графиков проведена в программе «Microsoft Office Excel 2007»

Для расчета двухфакторного анализа была использована программа Past3





## Выводы

1. Педобионты изученных биотопов включает представителей двух типов (Annelida, Arthropoda). Они относятся к четырем классам: Oligochaeta, Chilopoda, Insecta, Arachnida и 16 семействам.
2. Фауна каждого участка представлена 9 семействами. Степень сложности группировок обусловлена гетерогенностью станций. Биоценологическое сходство сравниваемых местообитаний невелико (0,006-0,168), что определяется численностью животных одних и тех же таксономических групп в разных местообитаниях.
3. Комплекс доминантов варьирует в зависимости от сезона и биотопа. В почве смешанного древостоя и сосняка в мае доминируют олигохеты, березняков – олигохеты и стафилинды. В июне повсеместно коротконадкрылые жуки преобладают над остальными представителями (26-38% от общей численности), в березняке мелкотравном многочисленны в этот период и личинки щелкунов (20%), сосняке – геофилиды и жужелицы, березняке крупнотравном 27,5% приходится на долю олигохет. Осенью в большинстве местообитаний превалируют олигохеты (35,6-93%) и пауки.
4. Структура педокомплексов изменяется на протяжении сезона: она более разнообразна в середине лета и снижается осенью. Наибольшее обилие дождевых червей и энхитреид наблюдается весной и осенью, что связано как с гидротермическим режимом почвы, так и состоянием опада, прошедшего ферментативную обработку другими организмами.
5. Численность и разнообразие комплекса почвенных обитателей находится в зависимости от сезона ( $F=3,615$ ,  $P=0,03293$ ), биотопа ( $F= 4,034$ ,  $P=0,01112$ ) и гидротермического режима местообитания.
6. Мезобионты представлены тремя трофическими группами: фито-, зоо- и сапрофагами. В начале вегетативного сезона в березняках преобладают зоофаги, в смешанном древостое и сосняке – сапрофаги, в середине вегетационного периода повсеместно преобладают зоофаги, в конце сезона в

березняке мелкотравном и сосняке – зоофаги, в смешанном и березняке крупнотравном – сапрофаги. Динамика сапрофагов коррелирует с динамикой запасов подстилки, это подтверждает коэффициент корреляции равный 0,62 при уровне значимости 0,05.

7. В результате жизнедеятельности сапрофагов происходит трансформация органического материала, снижаются запасы листьев в березняке мелкотравном в 1,79 раз, травянистых остатков – в 1,27 и 1,35 в смешанном древостое и березняке крупнотравном, соответственно. Толщина подстилки от мая к сентябрю снижается на 61,1% в сосняке и смешанном древостое, 23,8% в березняке мелкотравном.

### **Список использованных источников.**

1. Безкоровайная И.Н. Пирогенная трансформация почв сосняков северной тайги Красноярского края // Сибирский экологический журнал. – 2005, № 1 с.143-152.
2. Безкоровайная И.Н. Роль почвенных беспозвоночных в деструкции органического вещества лесных экосистем енисейского меридиана: автореф. дис. на соискание уч. степени доктора биол. наук, 2009. – 41 с.
3. Безкоровайная И.Н. Формирование мезофауны в лесных культурах на старопахотных почвах // Лесоведение. – 1994. – №5 – С.79-85.
4. Безкоровайная И.Н. Экспериментальное изучение роли дождевых червей в минерализации подстилки // Экология. – 1995. – № 5. – С. 67-73.
5. Безкоровайная И.Н., Клементюк Л.А., Евграфова С.Ю. Динамика биологической активности подстилок в процессе трансформации их дождевыми червями. Известия АН, серия биологическая. – 2001. – № 2. – С. 233-235.
6. Богач В. П. Жуки стафилиниды–биоиндикаторы антропогенных изменений среды: автореф. дисс. ... канд. биол. наук, 1988. – 40 с.
7. Волков А. Г. Лесная подстилка в парцеллах ельников северной подзоны тайги //Известия высших учебных заведений // Лесной журнал. – 2015. – №. 2 – С. 63-69.
8. Гиляров М. С. Животные и почвообразование //Биология почв Северной Европы. – М.: Наука. – 1988. – С. 7-16.
9. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. – Наука, 1965. – 281с.
10. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания. – Изд-во Академии наук СССР, 1949. – 279 с.
11. Гиляров М. С., Перель Т. С. Соотношение численности разных групп беспозвоночных сапрофагов как показатель различий лесных буроземов и серых лесных почв //Докл. АН СССР. – 1970. – Т. 192. – №. 3. – С. 290-299.
12. Гиляров М. С. Разложение растительных остатков в почве / Гиляров М. С., Стриганова Б. В.; Наука – 1985. – 145 с.
13. Голлербах М. М. Почвенные водоросли / Голлербах М. М., Штина Э. А.; Наука – 1969. – 228 с.
14. Горлова О. П. Почвенные беспозвоночные Красноярска и его окрестностей. Автореф. ... канд.дисс. – Красноярск, 2000. – 21 с.

15. Гришина Л. А. Гумусообразование и гумусное состояние почв //М.: Изд-во МГУ. – 1986. – Т. 244 с.
16. Дмитриенко В. К. Зоология беспозвоночных: учеб. пособие к летней практике / Дмитриенко В. К., Скопцова Г. Н., Борисова Е. В. – Красноярск: гос. ун-т., 2002. – 107 с.
17. Дмитриенко В.К. Анализ комплексов мезофауны почв на лесокультурных площадях. Лесовосстановление в подзоне южной тайги. – Красноярск, : ИЛИД, 1983. – с.88-96
18. Дмитриенко В.К., Дрянных Н.М., Петренко Е.С., Сухинина Л.В. Характеристика комплексов почвенных беспозвоночных животных в сосняке-черничнике нижнего течения Ангары экология популяций лесных животных Сибири . – Новосибирск: Наука, 1974. – С.166-188.
19. Егунова М. Н., Безкоровайная И. Н. Особенности формирования мезофауны в 40-летних лесных культурах на старопашотной серой почве //Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2015. – №. 6. – С. 3-9
20. Жуков А. В. Зоологическая диагностика почв на основе анализа трофической структуры почвенной мезофауны степного Приднпровья //Экология и ноосферология. – 2003. – Т. 13. – №. 1-2. – С. 104-112.
21. Жуков А. В. Экологическое разнообразие животного населения почв пойменных биогеоценозов р. Самара //Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія.–Д.: Вид-во ДНУ. – 2000. – №. 7. – С. 73-79.
22. Ищанова Г. У. Роль почвенных беспозвоночных на почвообразовательные процессы на примере степных почв сопредельных с лесом //Вестник Оренбургского государственного университета. – 2013. – №. 6 – С. 73-77.
23. Карпачевский Л. О. Проблемы экологического почвоведения //Екологія та ноосферологія. – 1995. – Т. 1. – №. 1-2. – С. 48-55.
24. Козловская Л.С. Роль беспозвоночных в транспорте органического вещества болотных почв. – М.: Наука, 1976. – 214 с.
25. Краснощекова Е.Н. Трансформация комплексов почвенных беспозвоночных под воздействием пожаров в среднетаежных сосняках Енисейской равнины. Автореф. диссерт. ... канд.биол.наук, 2009. – 24 с.
26. Криволуцкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. – М.:Наука.1994. – 268 с.
27. Криволуцкий Д.А. Почвенная фауна в кадастре животного мира / Криволуцкий Д.А., Покаржевский А.Д., Сизова М.Г – Ростов-на-Дону.: Изд-во РГУ. 1985. – 96 с.

28. Лакин Г.Ф. Биометрия: учебн. пособие для биологич. Спец. Вузов. – 3-е изд., перераб. О доп. – Москва: Высш. Школа, 1980. – 293 с.
29. Луганский В. Н. Лесоведение: учебн. пособие / Луганский Н.А., Залесов С.В., Луганский В.Н.: Урал. гос. лесотехн. ун-т. Екатеринбург, 2010. – 432 с.
30. Маврищев В.В., Основы экологии: учебн. пособие/ Маврищев В.В., Кулеш В.Ф., Бонина Т.А. – Минск: БГПУ, 2009. – 258 с.
31. Мамаев Б. М. Определитель насекомых по личинкам: пособие для учителей. – Просвещение, 1972. – 400 с.
32. Мамаев Б. М. Определитель насекомых европейской части СССР: учебн. пособие / Мамаев Б. М., Медведев Л. Н., Правдин Ф. Н – Москва: Изд-во Просвещение, 1976. – 304 с.
33. Мордкович В.Г. Некоторые принципы зоодиагностики почв. Экология, 1978. – № 4. – С.5-15
34. Нагуманова Н. Г. Влияние гидротермических условий почвы на комплексы беспозвоночных Бузулукского бора //Вестник Оренбургского государственного университета. – 2006. – №. 4. – С. 79-80.
35. Наумов Н. П. О методологических проблемах биологии //Философские науки. – 1964. – Т. 1. – С. 136-145.
36. Покаржевский А.Д. Геохимическая экология наземных животных. – Москва: Наука, 1985. – 300 с.
37. Решетникова Т. В. Лесные подстилки как депо биогенных элементов //Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2011. – №. 12. – С. 74-82.
38. Сергеева Е. В. Динамика населения почвообитающих беспозвоночных травянистых сообществ южной тайги Западной Сибири //Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2010. – Т. 9. – №. 11. – С. 99-102
39. Стебаев И. В. Общая биогеосистемная экология / Стебаев И. В., Родин С. Н. – Новосибирск: Наука, 1993. – 288 с.
40. Стойко Е. В. Интенсивность разложения лесной подстилки (экспериментальное исследование) //Красноярск, Сибирский федеральный университет, 15-25 апреля 2016 г. – С. 91-94.
41. Стриганова Б. Р. Зоологические исследования в лесных почвах Подмосковья / Особенности животного населения почв Московской области. – Москва. – 1994. – С. 5-19.
42. Стриганова Б. Р., Чернов Ю. И. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности

//Структурно-функциональная организация биогеоценозов. – Москва: Наука. – 1980. – С. 269-288.

43. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. – Москва: Наука, 1980. – 224 с.

44. Тарасов П. А., Тарасова А. В., Иванов В. А. Основные характеристики лесной подстилки производных мелколиственных насаждений //Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2015. – №. 2. – С. 197-200.

45. Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. Москва: Наука, 1975. – 282 с.

46. Чеснова Л.В. Почвенная зоология – наука XX века / Чеснова Л.В., Стриганова Б.Р. – Москва: Янус-К, 1999. – 156 с.

47. Чжан С. А. и др. Мощность лесной подстилки сосновых насаждений в условиях длительного техногенного пресса //Системы. Методы. Технологии. – 2011. – №. 12. – С. 157-162.

48. Шибарева С. В., Самбуу А. Д. Запасы и элементный состав подстилок в лесных и травяных экосистемах Сибири: докторская дис. – Новосибирск : СВ Шибарева, 2004. – С. 165-167

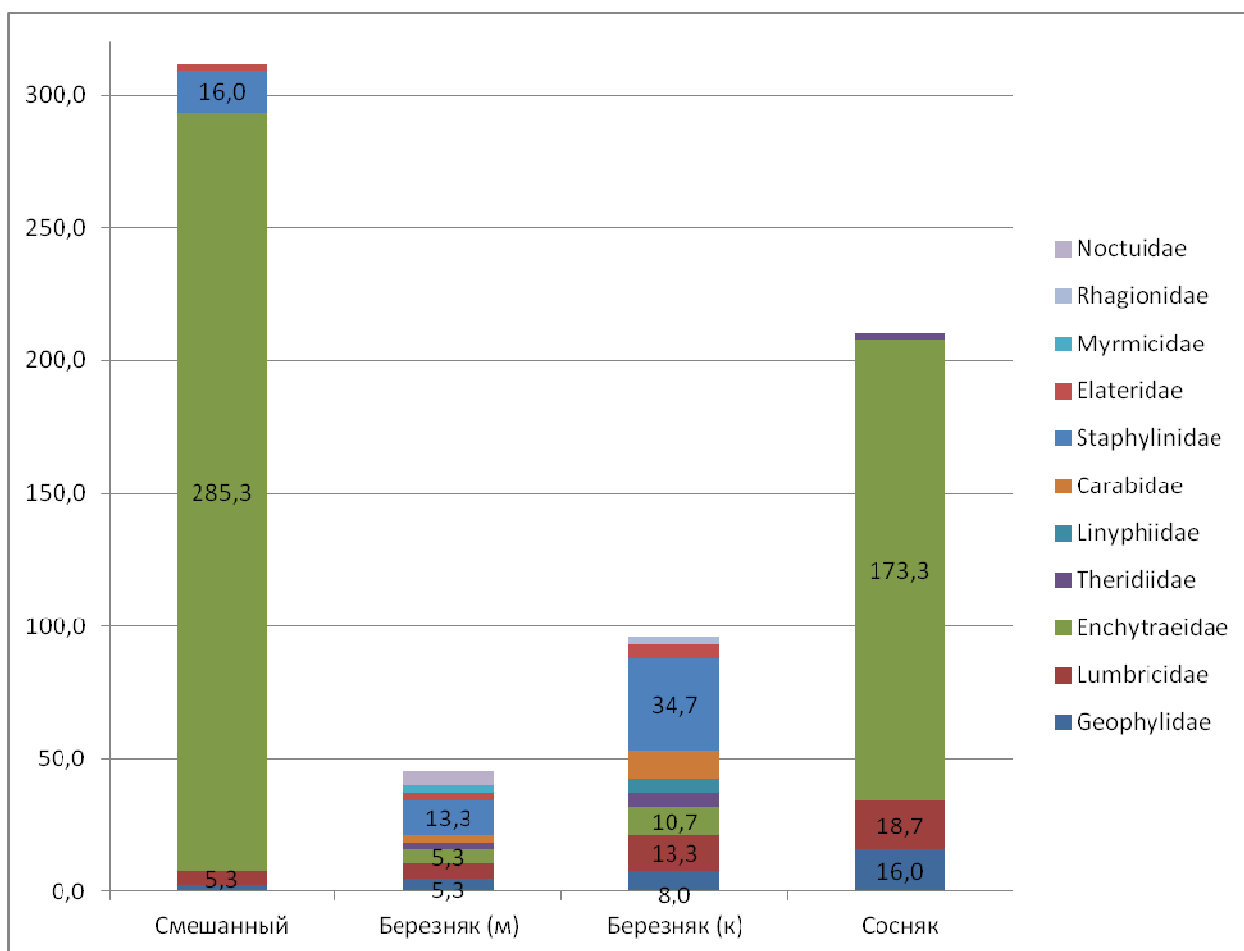
49. Шугалей Л.С. Моделирование развития искусственных лесных биогеоценозов / Шугалей Л. С., Семечкина М. Г., Яшихин Г. И., Дмитриенко В. К.; Отв. ред. Н. В. Орловский. - Новосибирск: Наука : Сиб. отд-ние, 1984. – 152 с.

50. Araújo A. S. F. et al. Soil Surface□Active Fauna in Degraded and Restored Lands of Northeast Brazil //Land Degradation & Development. – 2015. – Т. 26. – №. 1. – С. 1-8

51. Malmström A. et al. Dynamics of soil meso-and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest //Applied Soil Ecology. – 2009. – Т. 43. – №. 1. – С. 61-74.

52. Reich P. B. et al. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species/ P. Reich, J. Oleksyn, J. Modrzynski, P. Mrozinski [et al.] //Ecology letters. – 2005. – Т. 8. – №. 8. – С. 811-818.

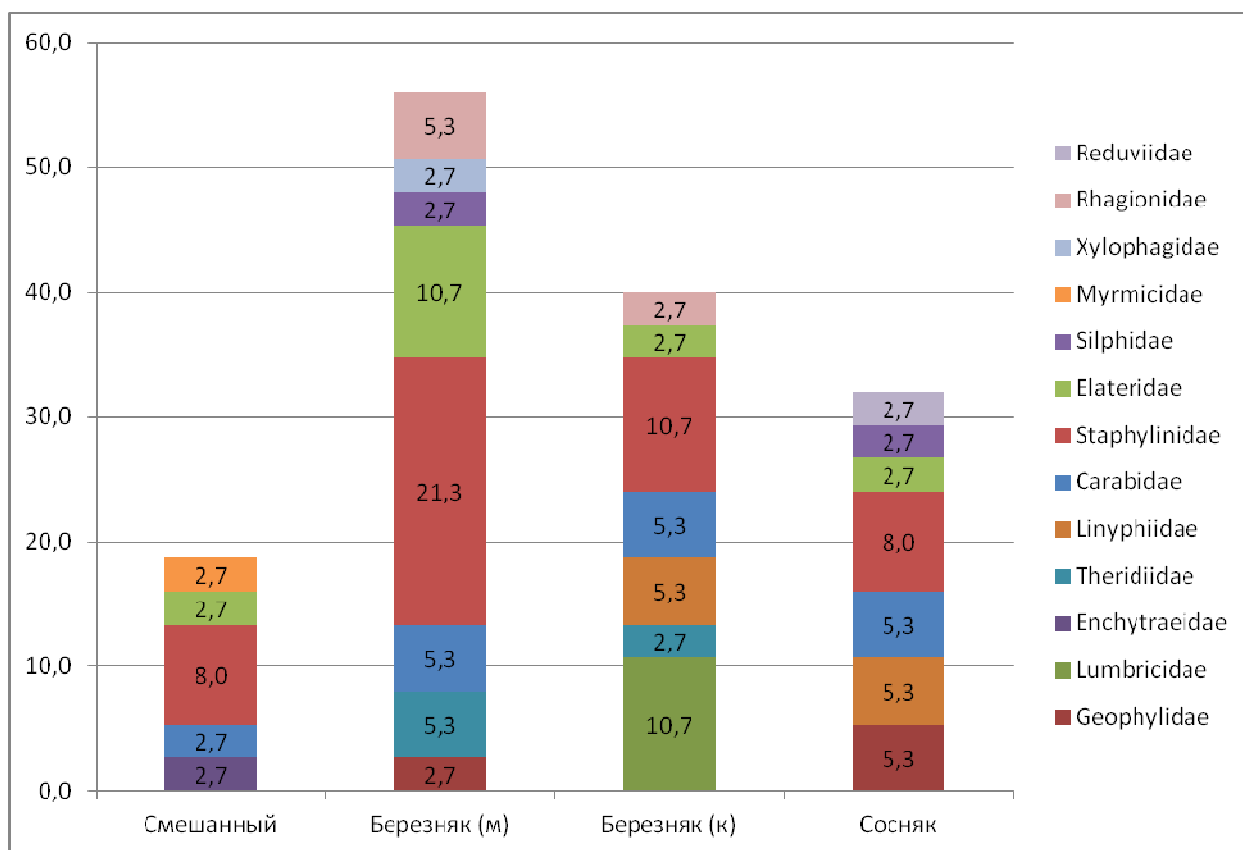
## ПРИЛОЖЕНИЕ А



Обилие педобионтов в почвах сравниваемых биотопов, экз/м<sup>2</sup> (май) (м – мелкотравный, к – крупнотравный)

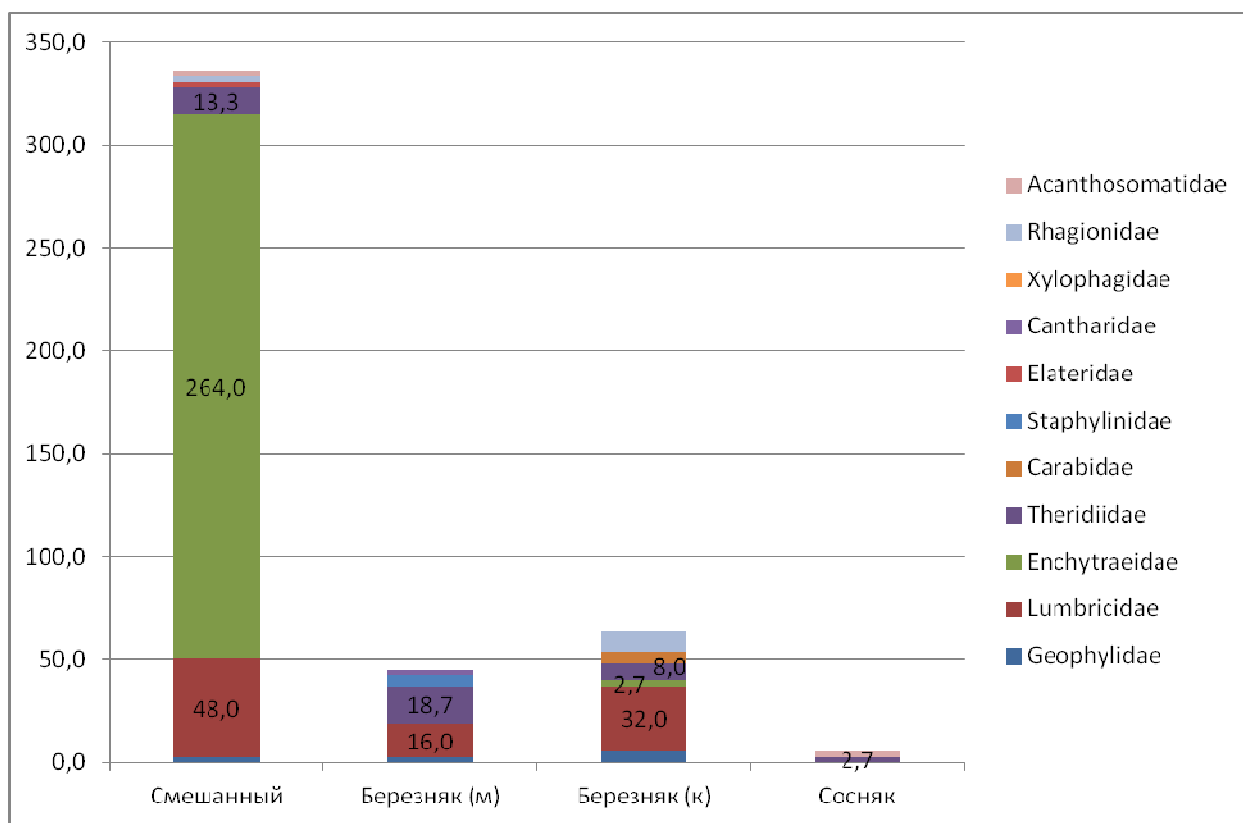


## ПРИЛОЖЕНИЕ Б



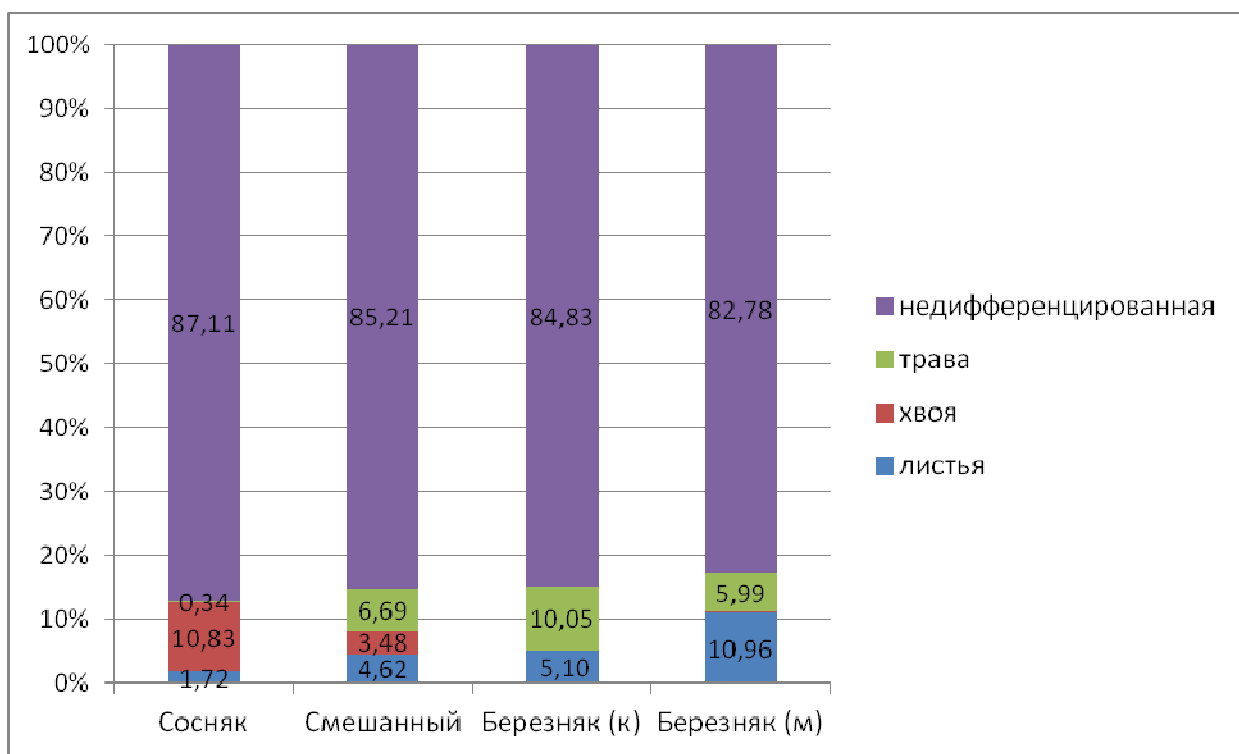
Обилие педобионтов в почвах сравниваемых биотопов, экз/м<sup>2</sup> (июнь) (м – мелкотравный, к – крупнотравный)

## ПРИЛОЖЕНИЕ В



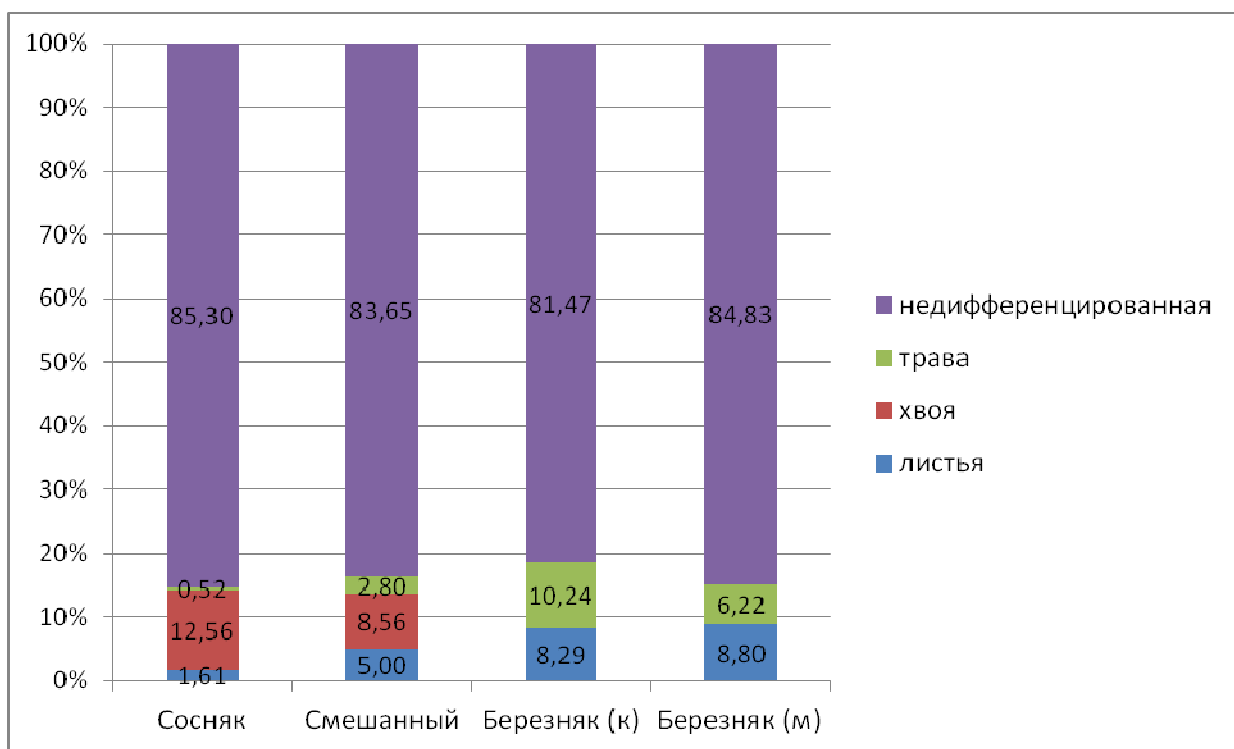
Обилие педобионтов в почвах сравниваемых биотопов, экз/м<sup>2</sup> (сентябрь) (м – мелкотравный, к – крупнотравный)

## ПРИЛОЖЕНИЕ Г



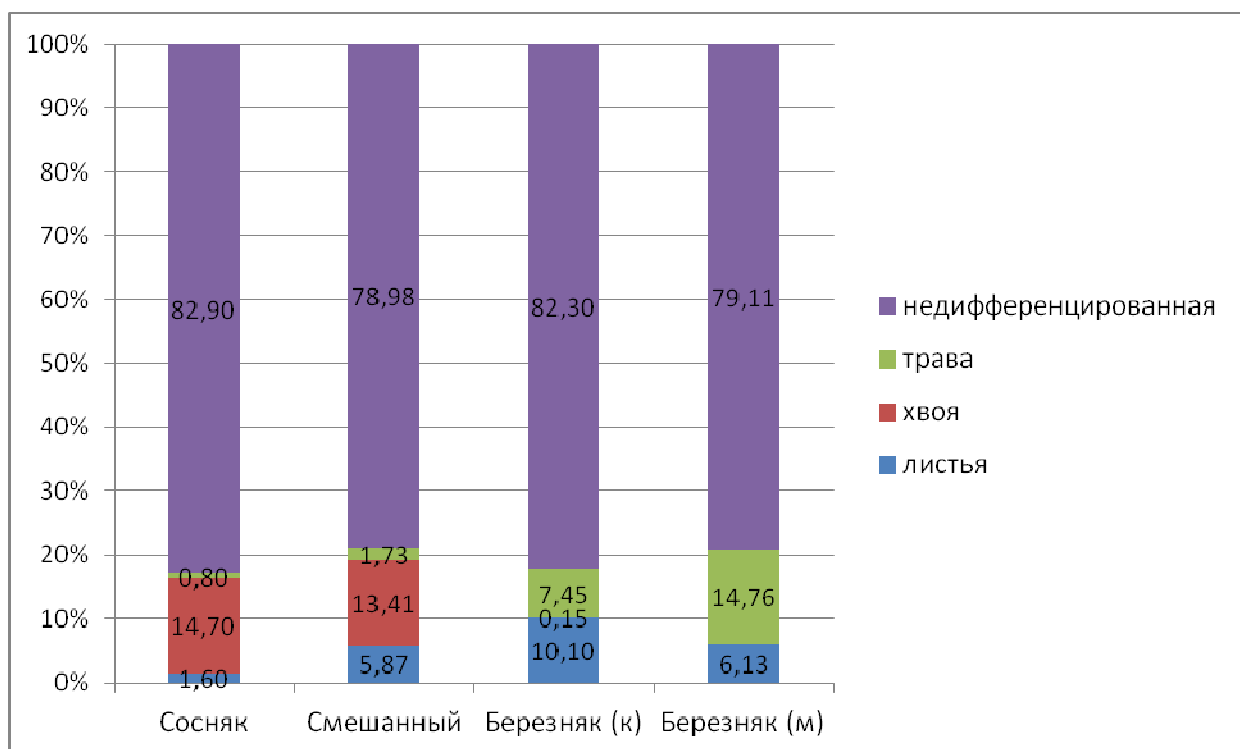
Фракционный состав подстилок в мае, % (м – мелкотравный, к – крупнотравный)

## ПРИЛОЖЕНИЕ Д



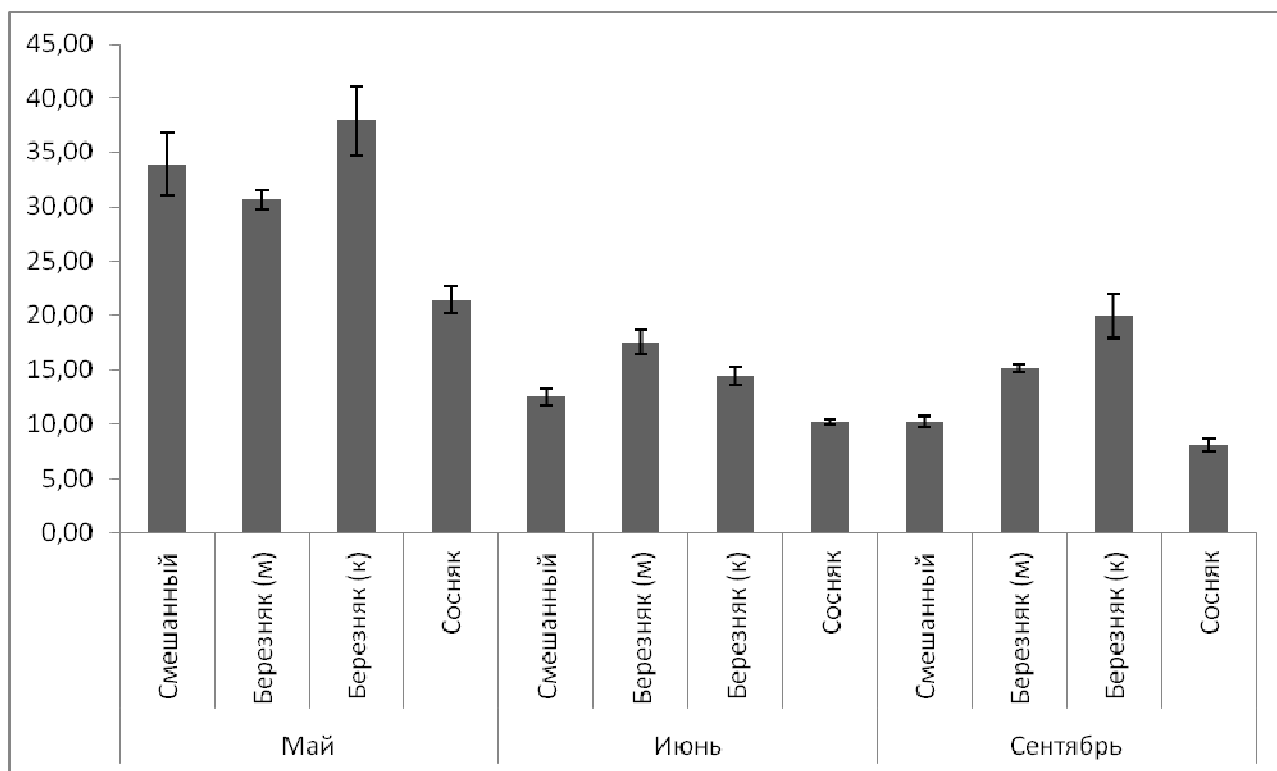
Фракционный состав подстилок в июне, %

## ПРИЛОЖЕНИЕ Е



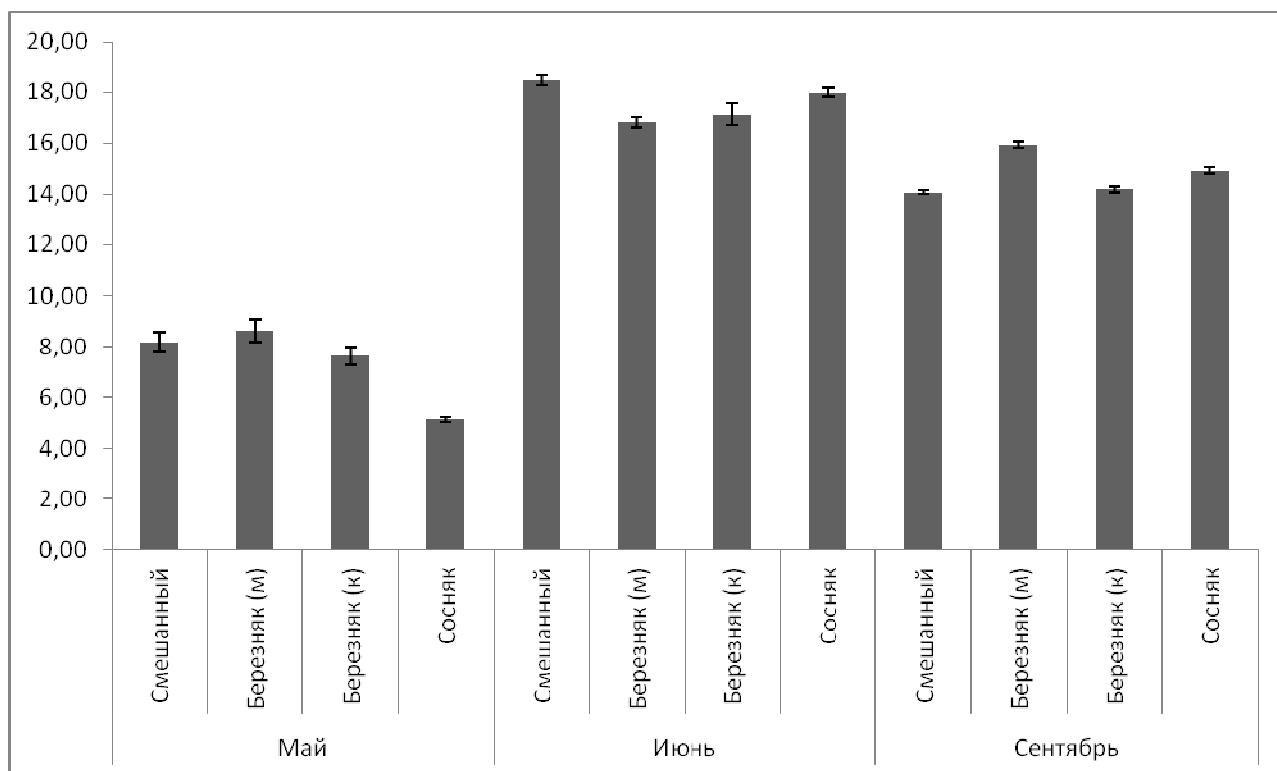
Фракционный состав подстилок в сентябре, % (м – мелкотравный, к – крупнотравный)

## ПРИЛОЖЕНИЕ Ж



Влажность почвы, % (м – мелкотравный, к – крупнотравный)

### ПРИЛОЖЕНИЕ 3



Средняя температура почвы, °С (м – мелкотравный, к – крупнотравный)